



Применение методов МАС в селекции пшеницы на устойчивость к септориозу

✉ Харина А.В., Савинцева Л.С.

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого

Киров, Россия

✉ e-mail: Khavchas@yandex.ru

Данный обзор представляет актуальную информацию по генам устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к септориозу (STB), возбудителями которого являются *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *Mycosphaerella graminicola*. Основное внимание уделено генетическому контролю устойчивости пшеницы к септориозу с точки зрения количественного и качественного характера устойчивости и ее эффективности. Обобщены достигнутые к настоящему времени успехи в идентификации генов и локусов количественных признаков пшеницы, связанных с устойчивостью к *Z. tritici* и *P. nodorum*. Представлена характеристика 15 генов устойчивости к септориозу и наиболее часто применяемых молекулярных маркеров. Приведены данные о сортах, обладающих наиболее эффективными генами устойчивости к STB: Bulgaria 88, Oasis, Sullivan, Veranopolis, Chinese spring, Tadinia, Flame, Hereward, Curtot, Tonic, Kavkaz-K4500, Arina, Riband, Balance, Apach. Рекомендованы перспективные маркеры, в основном микросателлиты, или повторы простой последовательности (SSR), для использования в селекции на устойчивость *T. aestivum* L. к септориозу. Применение в качестве молекулярных маркеров генов устойчивости культурных растений амплифицированных полиморфизмов длины фрагмента (AFLP) технически сложный процесс. По мере открытия и картирования новых генов устойчивости пополняется информация о возможности пирамидирования *Stb* генов в селекционном материале. Сочетание нескольких генов в геноме повышает устойчивость сорта, так как активность генов против STB проявляется на разных стадиях развития растений. Применение известных генов в маркер-опосредованной селекции пшеницы и поиск новых генов устойчивости позволят получать стабильные урожаи при минимальном использовании пестицидов.

Ключевые слова: пшеница, *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *Mycosphaerella graminicola*, септориоз, гены устойчивости *Stb*, молекулярные маркеры

Application of MAC methods in wheat breeding for resistance to Septoria blight

✉ Kharina A.V., Savintseva L.S.

Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N.V. Rudnitsky

Kirov, Russia

✉ e-mail: Khavchas@yandex.ru

The review presents up-to-date information on the genes of resistance of soft wheat (*Triticum aestivum* L.) to Septoria blight (STB), the causative agents of which are *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *Mycosphaerella graminicola*. The main attention is paid to the genetic control of wheat resistance to septoria blight from the point of view of the quantitative and qualitative nature of resistance and its effectiveness. The successes achieved so far in the identification of genes and loci of quantitative wheat traits associated with resistance to *Z. tritici* and *P. nodorum* are summarized. The characteristics of 15 genes of resistance to septoria blight and the most commonly used molecular

markers are given. The data on the varieties with the most effective STB resistance genes are presented: Bulgaria 88, Oasis, Sullivan, Veranopolis, Chinese spring, Tadinia, Flame, Hereward, Curtot, Tonic, Kavkaz-K4500, Arina, Riband, Balance, Apach. Promising markers, mainly microsatellites, or simple sequence repeats (SSR), are recommended for use in breeding for *T. aestivum* L. resistance to septoria blight. It is technically difficult to use fragment length polymorphisms (AFLP) as molecular markers of resistance genes of cultivated plants. As new resistance genes are discovered and mapped, information about the possibility of pyramiding *Stb* genes in the breeding material is being updated. The combination of several genes in the genome increases the stability of the variety, since the activity of the genes against STB is manifested at different stages of plant development. The use of known genes in marker-mediated wheat selection and the search for new resistance genes will allow to obtain stable yields with minimal use of pesticides.

Keywords: wheat, *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *Mycosphaerella graminicola*, Septoria blight, *Stb* resistance genes, molecular markers

Для цитирования: Харина А.В., Савинцева Л.С. Применение методов МАС в селекции пшеницы на устойчивость к септориозу // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2024. Т. 54. № 4. С. 94–103. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2024-4-11>

For citation: Kharina A.V., Savintseva L.S. Application of MAC methods in wheat breeding for resistance to Septoria blight. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*, 2024, vol. 54, no. 4, pp. 94–103. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2024-4-11>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Благодарность

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого» (тема № FNWE-2022-0001).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку данной работы.

Acknowledgements

The work was carried out with the support of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation within the framework of the State Task of the Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N.V. Rudnitsky (topic No. FNWE-2022-0001).

The authors thank the reviewers for their contribution to the expert assessment of this work.

Мягкая пшеница – одна из важнейших продовольственных и кормовых культур в мире. Урожайность и экономический эффект в производстве зерновых во многом зависят от заболеваний, снижающих выход продукции. Септориоз мягкой пшеницы (*Septoria tritici blotch* (STB)) вызывают грибы *Zymoseptoria tritici* и *Parastagonospora nodorum*, анаморф *Mycosphaerella graminicola*, относящиеся к классу Ascomycetes. В настоящее время STB

является основным внекорневым заболеванием пшеницы во многих регионах мира^{1, 2}. Данное заболевание распространено повсеместно в зонах выращивания пшеницы. Септориоз может привести к снижению урожая до 10–15%, при благоприятных для патогена погодных условиях потери могут достигать 50%³ [1]. Факторами, провоцирующими развитие заболевания, являются высокая влажность и прохладная погода⁴.

¹Cowger C., Hoffer M.E., Mundt C.C. Specific adaptation by *Mycosphaerella graminicola* to a resistant wheat cultivar // *Plant pathology*. 2000. Vol. 49. N 4. P. 445–451.

²Hardwick N.V., Jones D.R., Slough J.E. Factors affecting diseases of winter wheat in England and Wales, 1989–1998 // *Plant Pathology*. 2001. Vol. 50. N 4. P. 453–462.

³Eyal Z. The *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* blotch diseases of wheat // *European journal of plant pathology*. 1999. Vol. 105. N 7. P. 629–641.

⁴Shaw M.W., Royle D.J. Factors determining the severity of epidemics of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) on winter wheat in the UK // *Plant Pathology*. 1993. Vol. 42. N 6. P. 882–899.

Традиционным способом борьбы с STB служит применение фунгицидов, что не всегда эффективно, экономически выгодно и экологично.

Выращивание устойчивых к данному заболеванию сортов обеспечивает надежный и экономичный способ борьбы с STB, но до недавнего времени селекционерам приходилось полагаться на неизвестные гены при селекции устойчивых сортов [2].

Качественная резистентность обычно контролируется одним геном, обеспечивая почти полную устойчивость и специфичность для изолятов патогена с соответствующим геном авирулентности [3]. Как правило, количественная устойчивость к STB контролируется множеством генов, обеспечивающих частичную устойчивость, и может быть специфичной или неспецифичной для разных изолятов⁵ [4].

Создание и промышленное использование устойчивых к септориозу сортов пшеницы наиболее целесообразны для получения стабильных урожаев культуры. Гены устойчивости пшеницы к STB не всегда эффективны против разных штаммов, так как в результате полового размножения происходит рекомбинация генетического материала, образуются более вирулентные устойчивые формы [5–7]. В настоящее время идентифицировано и охарактеризовано более 18 генов устойчивости к STB, используемых в селекции [8]. Но не все известные гены обеспечивают защитные функции растения против различных штаммов *M. graminicola*. Для создания сортов, со-

храняющих устойчивость к STB продолжительное время, необходимо сочетание в селекционном материале нескольких наиболее эффективных генов (пирамидирование).

В качестве молекулярных маркеров генов устойчивости культурных растений используются случайно амплифицированные полиморфные фрагменты ДНК (RAPD)⁶, полиморфизмы длин рестрикционных фрагментов (RFLP)⁷, микросателлиты, или повторы простой последовательности (SSR)⁸, амплифицированные полиморфизмы длины фрагмента (AFLP)⁹, мономорфные ДНК-маркеры (STS, EST) [9].

Одним из первых установленных генов устойчивости к септориозу стал ген *Stb1*, выявленный у сорта озимой пшеницы Bulgaria 88. В дальнейшем данный ген был использован при создании сортов Oasis и Sullivan^{10, 11}. *Stb1* является доминантным геном, что подтверждено исследованиями, в которых было выполнено скрещивание носителей гена с неустойчивыми сортами [10]. Кроме того, *Stb1* обеспечивает высокую резистентность носителей к STB, благодаря чему сорта пшеницы могут применяться в производстве довольно продолжительное время¹².

Исследования, проведенные на кафедре ботаники и патологии растений Университета Пердью в США (Department of Botany and Plant Pathology Purdue University), показали наибольшую информативность SSR-маркеров для определения *Stb1* в образцах пшеницы [10]. SSR-маркер Xbarc74 амплифицировал фрагмент 188 п.н. в резистентной

⁵Jlibene M., Gustafson J.P., Rajaram S. Inheritance of resistance to *Mycosphaerella graminicola* in hexaploid wheat // Plant breeding. 1994. Vol. 112. N 4. P. 301–310.

⁶Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic acids research. 1990. Vol. 18. N 22. P. 6531–6535.

⁷Nelson J.C., Sorrells M.E., van Deynze A.E., Lu Y.H., Atkinson M., Bernard M., Leroy P., Faris J.D., Anderson J.A. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangement in homoeologous groups 4, 5, and 7 // Genetics. 1995. Vol. 141. N 2. P. 721–731.

⁸Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. Vol. 149. N 4. P. 2007–2023.

⁹Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijmans M., van der Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J., Kuiper M., Zabeau M. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting // Nucleic acids research. 1995. Vol. 23. N 21. P. 4407–4414.

¹⁰Patterson F.L., Roberts J.J., Finney R.E., Shaner G.E., Gallun R.L., Ohm H.W. Registration of Oasis wheat // Crop Science. 1975. Vol. 15. N 5. P. 736–737.

¹¹Patterson F.L., Shaner G.E., Huber D.M., Ohm H.W., Finney R.E., Gallun R.L., Roberts J.J. Registration of Sullivan Wheat 1 (Reg. No. 615) // Crop Science. 1979. Vol. 19. N 2. P. 297–299.

¹²Jackson L.F., Dubcovsky J., Gallagher L.W., Wennig R.L., Heaton J., Vogt H., Gibbs L.K., Kirby D., Canevari M., Carlson H., Kearney T., Marsh B., Munier D., Mutters C., Orloff S., Schmierer J., Vargas R., Williams J., Wright S. Regional barley and common and durum wheat performance tests in California // Agron Prog Rep. 2000. Vol. 272. P. 1–56.

линии и фрагмент 175 п.н. ДНК для восприимчивого сорта Arthur. Маркеры Xgwm213 и Xgwm335 амплифицировали фрагменты в восприимчивом сорте Arthur размером 160 и 205 п.н. соответственно. SSR-маркер Xgwm66 амплифицировал у резистентного сорта фрагмент 598 п.н., отсутствующий у восприимчивого сорта. Все перечисленные маркеры присутствуют в сорте Bulgaria 88, а также Oasis и Sullivan, полученных на основе Bulgaria 88. Это свидетельствует о том, что блок сцепления сохранялся в процессе обратного скрещивания [10]. В ходе исследования установлено, что другие типы маркеров недостаточно эффективны для диагностики *Stb1*.

Ген *Stb2* изучен на материале устойчивого сорта Veranopolis [11]. Картирование показало расположение *Stb2* на хромосоме 1В. Наибольшая эффективность в определении гена установлена для маркеров Xbarc008, Xbarc137 и Xgwm264. Маркер Xbarc008 продуцировал фрагмент 245 п.н. в восприимчивых линиях, в устойчивых линиях был амплифицирован фрагмент 260 п.н. Праймер Xbarc137 продуцировал фрагмент 240 п.н. в RAC875-2 и в восприимчивых линиях, в то время как фрагмент 260 п.н. был получен в резистентных родительских и устойчивых линиях. Для Xgwm264 один фрагмент 230 п.н. присутствовал в Veranopolis и устойчивых линиях, отсутствовал в RAC875-2 и восприимчивых линиях (данные не показаны). Ампликон 230 п.н. присутствовал в сорте Veranopolis и резистентных линиях, но отсутствовал в восприимчивых линиях. Полоса аналогичного размера также обнаружена в устойчивом сорте Chinese spring и нуллисомно-тетрасомных линиях, которые являются нуллисомными для 3В, но содержат 1В. Фрагмент 230 п.н. не выявлен в линиях, в которых отсутствует хромосома 1В. Результаты исследования подтверждают, что данный ампликон специфичен для 1В. По информации

других исследователей, сорт пшеницы Veranopolis может содержать до четырех генов устойчивости к STB [12, 13].

Ген *Stb4* является источником устойчивости к септориозу у сорта Tadinia. Он эффективен на стадии не только проростков, но и взрослых растений в полевых и тепличных условиях. Это один из генов, наличие которого позволяло сохранять резистентность довольно продолжительное время. Устойчивость, обусловленная наличием гена *Stb4*, была эффективной в полевых условиях в Калифорнии с 1975 по конец 1990-х годов¹³.

В исследованиях, проведенных на кафедре ботаники и патологии растений Университета Пердью, были изучены маркеры AFLP и SSR, связанные с геном *Stb4*. AFLP-маркер EcoRI-ACTG/MseI-CAAA5 и микросателлит Xgwm111 оказались тесно связаны с локусом *Stb4* на хромосоме 7D. Попытки преобразовать AFLP-маркеры в легко анализируемые на основе ПЦР не дали результатов. Единственным информативным SSR-маркером являлся Xgwm111, который также был связан с *Stb5* [14].

Ген *Stb5* был картирован на хромосоме 7D. Ближайшим маркером был SSR-маркер Xgwm44, расположенный вблизи центromеры на расстоянии 7 см от *Stb5*. Кроме того, *Stb5* тесно связан с геном красного колеоптиля пшеницы Rc3 (см. сноску 8). Также на хромосоме 7D расположен маркер Xgwm111 на расстоянии 0,7 см от *Stb4* и 11,9 см от *Stb5*. Таким образом, Xgwm111 является общим маркером для двух генов устойчивости к STB¹⁴. SSR-маркеры Xgwm121 и Xgwm437, а также RFLP-маркер Xpsr490 расположены на значительно большем удалении от *Stb5*, поэтому не имеют большой значимости в идентификации гена.

В исследовании, проведенном для картирования *Stb6* на материале устойчивого сорта пшеницы Flame, были использованы микросателлитные маркеры, расположенные на

¹³Somasco O.A., Qualset C.O., Gilchrist D.G. Single gene resistance to Septoria tritici blotch in the spring wheat cultivar 'Tadinia' // Plant Breeding. 1996. Vol. 115. N 4. P. 261–267.

¹⁴Arraiano L.S., Worland A.J., Ellerbrook C., Brown J.K. Chromosomal location of a gene for resistance to Septoria tritici blotch (Mycosphaerella graminicola) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x' // Theoretical and Applied Genetics. 2001. Vol. 103. N 5. P. 758–764.

хромосоме 3A [15]. Проанализирована устойчивость к изоляту IPO323 гибридов между устойчивым сортом Flame и восприимчивым сортом Longbow. Лocus Xgwm369, расположенный в дистальной части короткого плеча хромосомы 3A, соответствовал гену *Stb6*. Лocus Xwmc11, расположенный вблизи центromеры, был слабо связан как с *Stb6*, так и с Xgwm369. *Stb6* обеспечивает устойчивость сорта Hereward к STB, так как среди гибридов F2 Flame × Hereward не обнаружено восприимчивых растений. *Stb6* выявлен в дистальной части короткого плеча хромосомы 3A на расстоянии 2 cM от Xgwm369. Ампликоны, установленные в восприимчивом и устойчивом сортах, отличаются по длине. Амплифицируемые фрагменты у сортов Longbow и Flame имели размер 189 и 197 п.н. соответственно. Эксперименты с гибридами F1 устойчивых сортов показали, что гены в сортах пшеницы Shafir, Vivant, Hereward, Flame и селекционной линии NSL92-5719 обеспечивают устойчивость к изоляту IPO323 [15].

Ген *Stb7* был картирован на дистальном конце хромосомы 4AL. Наиболее близко расположенные микросателлитные маркеры GWM160, WMC219 и WMC313 отмечены на расстоянии 0,3; 1,1 и 3,5 cM от *Stb7*. Кроме перечисленных, в группу сцепления длиной 108,1 cM входят еще шесть SSR-маркеров (GWM397, GWM637, WMC161, WMC232, WMC262, WMC283) [16]. Устойчивая линия мягкой пшеницы ST6 была скрещена с двумя восприимчивыми линиями – Katerwa и Erik. С помощью микросателлитных маркеров выявлено наличие гена в гибридных популяциях. WMC219 был единственным маркером, связанным с *Stb7* в гибридной популяции ST6/Erik. Ампликон ST6 длиной 175 п.н. обнаружен только в устойчивых гибридах. Фрагменты размером 226 и 230 п.н. обнаружены в восприимчивых гибридах, также они выделены в неустойчивых сортах Erik и Katerwa соответственно. *Stb7* может быть связан с другими локусами устойчивости к болезням и вредителям, так как на хромосо-

ме 4A были идентифицированы и другие локусы устойчивости (H25, Lr28, Lr30, Pm16, Sr7, Wsm1, YrMin и YrND)¹⁵.

Устойчивость к STB, обусловленная наличием гена *Stb8*, установлена при исследовании синтетической гексаплоидной пшеницы W7984. Исследование было выполнено в США в 1998–2001 гг. [17]. Гибридные растения, полученные при скрещивании устойчивого сорта и восприимчивого Opata 85, были изучены с помощью AFLP и микросателлитных маркеров, среди которых только три (Xgwm146, Xgwm577, Xgwm611) показали наибольшую информативность. Каждая пара праймеров амплифицировала фрагменты определенной длины в устойчивых растениях: Xgwm146 – 200 п.н, Xgwm577 – 200 и 160 п.н., Xgwm611 – 150 п.н. Те же праймеры амплифицировали фрагменты другого размера в восприимчивом сорте Opata 85: Xgwm146 – 175 п.н, Xgwm577 – 180 и 140 п.н., Xgwm611 – 200 п.н. Наиболее эффективными в определении *Stb8* оказались маркеры Xgwm146 и Xgwm577, так как располагаются на расстоянии 3,5 и 5,3 cM от *Stb8*. Xgwm611 находится на довольно значительном расстоянии от *Stb8* – 19,3 cM [17]. Применение других типов маркеров в определении *Stb8* нецелесообразно, так как установлено, что RFLP не имеют связи с геном, а применение AFLP-маркеров технически сложно.

Stb9, ген устойчивости к пятнистости *S. tritici* (STB), обнаружен у двух сортов яровой пшеницы – Courtot и Tonic. Он придает устойчивость к изоляту *M. graminicola* IPO89011. Указанный ген расположен между маркерами Xfbb226 (3,6 cM) и XksuF1b (9 cM) на длинном плече хромосомы 2B [18].

Ген *Stb10* открыт и картирован в начале 2000-х годов при исследовании устойчивости сорта мягкой пшеницы Кавказ-K4500 (Kavkaz-K4500) [19]. Кавказ-K4500 (KK) представляет собой один из первых сортов, устойчивых к STB. В создании сорта использованы российская озимая пшеница сорта

¹⁵McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat 1990 supplement // Cereal Research Communications. 1990. Vol. 18. N 1–2. P. 141–157.

Кавказ и бразильский сорт Frontana (см. сноску 3). Кавказ-K4500 является носителем нескольких генов устойчивости к STB. Их комбинация обеспечивает резистентность сорта к нескольким штаммам *M. graminicola* различного происхождения (Израиль и Нидерланды). Исследована популяция гибридов, полученных при скрещивании сорта Кавказ-K4500 и восприимчивого сорта Shafrir. В качестве контроля использован восприимчивый сорт Longbow. *Stb10* картирован на хромосоме 1D. Впервые определена локализация гена *Stb12* – он расположен на хромосоме 4A, как и известный на момент исследования ген *Stb7* [16]. На плече 4AL хромосомы между локусами Xgwm219 и Xgwm313 имеются два тесно связанных гена. Ген устойчивости к ISR398 впервые обозначен здесь как *Stb12*. Полученные результаты позволяют утверждать, что гены устойчивости к STB могут быть сгруппированы [19]. Кроме впервые картированных генов *Stb10* и *Stb12*, Кавказ-K4500 является источником и других генов устойчивости к STB (см. табл. 1).

В результате исследования установлено, что *Stb7*, *Stb10* и *Stb12* эффективны против нескольких изолятов *M. graminicola*. *Stb7* обеспечивает устойчивость к ISR398, IPO87019 и ISR8036, *Stb10* – к IPO94269 и ISR8036. Таким образом, подтверждается закономерность взаимодействия между *M. graminicola* и *Triticum aestivum* «ген на ген».

Картирование генов показало, что один из основных QTL для устойчивости к изоляту ISR398 находится на хромосоме 4A вблизи Xwmc219. Наиболее эффективные маркеры,

установленные в результате исследования, соответствуют фрагментам различной длины в устойчивых и восприимчивых сортах. Фрагмент сорта Кавказ-K4500 Xwmc219 был размером 185 п.н., фрагмент сорта Shafrir – 215 п.н. QTL, отвечающий за устойчивость к IPO87019, находится на хромосоме 4A, но ближе к Xwmc313. Ампликон Кавказ-K4500 Xwmc313 составлял 195 п.н., ампликон Shafrir – 215 п.н. Сочетание генов устойчивости к STB в сорте Кавказ-K4500 позволяет широко использовать его в селекции.

Новый ген устойчивости к изоляту *M. graminicola* IPO90012, обозначенный *Stb11*, который отображается на хромосоме 1BS геном *Stb6* устойчивости к изоляту IPO323 и, вероятно, геном *Stb7* устойчивости к изоляту IPO87019, был обнаружен у португальской селекционной линии TE 9111. Все эти гены тесно связаны с микросателлитными маркерами, которые могут быть использованы для отбора с помощью маркеров [20].

Ген устойчивости к септориозу *Stb15* выявлен у швейцарского сорта Arina и британского сорта Riband. *Stb15* расположен на хромосоме 6AS и обеспечивает устойчивость к эфиопскому изоляту IPO88004 [21]. Ближайшим маркером является RFLP-маркер Xpsr904, расположенный в 14 cM от *Stb15*. Xpsr904 идентифицирован как единственный значимый маркер, связанный со специфической устойчивостью к данному изоляту STB [22].

Среди европейских сортов пшеницы устойчивость к изоляту IPO88004, обусловленная наличием гена *Stb15*, встречается довольно часто. Возможно, поэтому примене-

Табл. 1. Гены, обеспечивающие устойчивость сорта пшеницы Кавказ-K4500 к *M. graminicola*
Table 1. Genes that ensure the resistance of the Kavkaz-K4500 wheat variety to *M. graminicola*

Изолят	Ген резистентности	Расположение на хромосоме	Ближайший маркер
IPO323	<i>Stb6</i> ; <i>Stbx</i>	<i>Stb6</i> : 3A <i>Stbx</i> : ?	Xgwm369
IPO87019	<i>Stb7</i>	4A	Xwmc313
IPO94269	<i>Stb10</i>	1D	Xgwm848
ISR398	<i>Stb12</i> ; <i>Stb7</i> (?)	4A	<i>Stb12</i> : Xgwm219 <i>Stb7</i> : Xgwm313
ISR8036	<i>Stb10</i> ; <i>Stb12</i>	<i>Stb10</i> : 1D <i>Stb12</i> : 4A	<i>Stb10</i> : Xgwm848 <i>Stb12</i> : Xwmc219

ние таких сортов в селекции на устойчивость к STB не всегда эффективно и востребовано. Но в сочетании с другими генами *Stb* применение *Stb15* вполне оправдано.

В 2012 г. международной группой ученых были открыты два новых гена устойчивости к *M. graminicola* – *Stb16* и *Stb17*. В результате скрининга гексаплоидных сортов, рекомбинантных инбредных линий, полученных при скрещивании гексаплоидных сортов с восприимчивыми и различными по устойчивости к STB сортами мягкой пшеницы, было установлено, что наибольшей устойчивостью к нескольким штаммам STB обладают сорта синтетической гексаплоидной пшеницы (SH). Сорта синтетической гексаплоидной пшеницы объединяют геномы тетраплоидных и диплоидных предшественников и могут являться источником новых генов устойчивости к *M. graminicola* [8].

Выявленный в селекционной линии пшеницы МЗ ген *Stb16* показал эффективность против *M. graminicola* как на стадии проростков, так и у взрослых растений. *Stb16* расположен на длинном плече хромосомы 3D и тесно связан с микросателлитным маркером XGWM494. Ген *Stb16* получен из *Aegilops tauschii*, который был донором хромосомы D-генома в МЗ. Также в исследовании установлен ген *Stb17*, расположенный на хромосоме 5AL и обеспечивающий устойчивость к STB взрослых растений. *Stb17* связан с SSR-маркером XHBG247. При работе с линией МЗ использованы сорта тетраплоидной твердой пшеницы, не подверженной заболеванию септориозом [8].

Ген *Stb18* выявлен при исследовании сортов пшеницы Balance и Apache, а также их гибридов. Определена активность гена против одних изолятов на стадии проростков, против других – на стадии взрослых растений. QTL на хромосоме 6DS озимой пшеницы сорта Balance определен с помощью четырех изолятов *M. graminicola*. Изолят IPO89011 позволил установить эффективность гена на стадии проростков, а IPO323 показал действенность *Stb18* на стадии не только проростков, но и взрослого растения. Ближайшими SSR-маркерами были Xgprw3087 и Xgprw5176 [23]. Также установлено, что *Stb18* экспрессируется в присутствии другого гена устойчивости пшеницы к STB – *Stb6*. Таким образом, проявляется синергизм генов *Stb* в отношении *Stb6* и *Stb18*.

Гены устойчивости к STB распределены в геноме мягкой пшеницы на разных хромосомах, что подтверждено международными исследованиями (см. табл. 2).

По мере открытия и картирования новых генов устойчивости пополняется информация о возможности пирамидирования *Stb* генов в селекционном материале. Сочетание нескольких генов в геноме повышает устойчивость сорта, так как активность генов против STB проявляется на разных стадиях развития растений. Кроме того, не все гены могут обеспечивать устойчивость к разным штаммам *M. graminicola*. Применение известных генов в маркер-опосредованной селекции пшеницы и поиск новых генов устойчивости позволят получать стабильные урожаи при минимальном использовании пестицидов.

Табл. 2. Геномы и хромосомные группы генов устойчивости к пятнистости *S. tritici* (STB)

Table 2. Genome and chromosomal group of spot resistance genes of *S. tritici* (STB)

Геном	Гомеологическая хромосомная группа						
	1	2	3	4	5	6	7
A			<i>Stb6</i>	<i>Stb7</i> ; <i>Stb12</i>	<i>Stb17</i>	<i>Stb15</i>	<i>Stb3</i>
B	<i>Stb11</i>	<i>Stb9</i>	<i>Stb2</i>		<i>Stb1</i>		<i>Stb8</i>
D	<i>Stb10</i>		<i>Stb16</i>			<i>Stb18</i>	<i>Stb4</i> ; <i>Stb5</i>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Duveiller E., Singh R.P., Nicol J.M. The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics // *Euphytica*. 2007. Vol. 157. N 3. P. 417–430. DOI: 10.1007/s10681-007-9380-z.
2. Chartrain L., Brading P.A., Brown J.K.M. Presence of the *Stb6* gene for resistance to *Septoria tritici blotch* (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat breeding programmes worldwide // *Plant Pathology*. 2005. Vol. 54. N 2. P. 134–143. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01164.x.
3. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown J.K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici blotch* pathogen // *Phytopathology*. 2002. Vol. 92. N 4. P. 439–445. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.4.439.
4. Simo'n M.R., Ayala F.M., Cordo C.A., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping of quantitative trait loci determining resistance to *Septoria tritici blotch* caused by *Mycosphaerella graminicola* in wheat // *Euphytica*. 2004. Vol. 138. N 1. P. 41–48.
5. Linde C.C., Zhan J., McDonald B.A. Population structure of *Mycosphaerella graminicola*: from lesions to continents // *Phytopathology*. 2002. Vol. 92. N 9. P. 946–955. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.9.946.
6. Zhan J., Mundt C.C., McDonald B.A. Sexual reproduction facilitates the adaptation of parasites to antagonistic host environments: evidence from empirical study in the wheat – *Mycosphaerella graminicola* system // *International journal for parasitology*. 2007. Vol. 37. N 8–9. P. 861–870. DOI: 10.1016/j.ijpara.2007.03.003.
7. Wittenberg A.H.J., van der Lee T.A.J., Ben M'Barek S., Ware S.B., Goodwin S.B. Meiosis drives extraordinary genome plasticity in the haploid fungal plant pathogen *Mycosphaerella graminicola* // *PLOS One*. 2009. Vol. 4. N 6. P. 58–63. DOI: 10.1371/journal.pone.0005863.
8. Tabib Ghaffary S.M., Faris J.D., Friesen T.L., Visser R.G.F., van der Lee T.A.J., Robert O., Kema G.H.J. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici blotch* derived from synthetic hexaploid wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. Vol. 124. N 1. P. 125–142. DOI: 10.1007/s00122-011-1692-7.
9. Liu S., Anderson J.A. Marker assisted evaluation of *Fusarium head blight* resistant wheat germplasm // *Crop Science*. 2003. Vol. 43. N 3. P. 760–766. DOI: 10.2135/cropsci2003.7600.
10. Adhikari T.B., Yang X., Cavaletto J.R., Hu X., Buechley G., Ohm H.W., Shaner G., Goodwin S.B. Molecular mapping of *Stb1*, a potentially durable gene for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2004. Vol. 109. N 5. P. 944–953. DOI: 10.1007/s00122-004-1709-6.
11. Liu Y., Zhang L., Thompson I.A., Goodwin S.B., Ohm H.W. Molecular mapping relocates the *Stb2* gene for resistance to *Septoria tritici blotch* derived from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS // *Euphytica*. 2013. Vol. 190. P. 145–156. DOI: 10.1007/s10681-012-0796-8.
12. Goodwin S.B., Thompson I. Development of isogenic lines for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat // *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2011. Vol. 47. N 1. P. 98–101.
13. Chartrain L., Brading P.A., Makepeace J.C., Brown J.K.M. Sources of resistance to *Septoria tritici blotch* and implications for wheat breeding // *Plant Pathology*. 2004. Vol. 53. N 4. P. 454–460. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2004.01052.x.
14. Adhikari T.B., Cavaletto J.R., Dubcovsky J., Gieco J.O., Schlatter A.R., Goodwin S.B. Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat // *Phytopathology*. 2004. Vol. 94. N 11. P. 1198–1206. DOI: 10.1094/PHYTO.2004.94.11.1198.
15. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown J.K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici blotch* pathogen // *Phytopathology*. 2002. Vol. 92. N 4. P. 439–445. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.4.439.
16. McCartney C.A., Brule-Babel A.L., Lamari L., Somers D.J. Chromosomal location of a race-specific resistance gene to *Mycosphaerella graminicola* in the spring wheat ST6 // *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. Vol. 107. N 7. P. 1181–1186. DOI: 10.1007/s00122-003-1359-0.
17. Adhikari T.B., Anderson J.M., Goodwin S.B. Identification and molecular mapping of a gene in wheat conferring resistance to *Mycosphaerella graminicola* // *Phytopathology*. 2003. Vol. 93. N 9. P. 1158–1164. DOI: 10.1094/PHYTO.2003.93.9.1158.
18. Chartrain L., Sourdille P., Bernard M., Brown J.K.M. Identification and location of *Stb9*, a gene for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat cultivars Courtot and Tonic // *Plant Pa-*

- thology. 2009. Vol. 58. N 3. P. 547–555. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2008.02013.x.
19. Chartrain L., Berry S.T., Brown J.K.M. Resistance of wheat line Kavkaz-K4500 L. 6. A. 4 to *Septoria tritici* blotch controlled by isolate-specific resistance genes // *Phytopathology*. 2005. Vol. 95. N 6. P. 664–671. DOI: 10.1094/PHYTO-95-0664.
 20. Chartrain L., Joaquim P., Berry S.T., Arraiano L.S., Azanza F., Brown J.K.M. Genetics of resistance to *Septoria tritici* blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111 // *Theoretical and Applied Genetics*. 2005. Vol. 110. N 6. P. 1138–1144. DOI: 10.1007/s00122-005-1945-4.
 21. Arraiano L.S., Chartrain L., Bossolini E., Slatte H.N., Keller B., Brown J.K.M. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola* // *Plant Pathology*. 2007. Vol. 56. N 1. P. 73–78. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2006.01499.x.
 22. Raman R., Milgate A., Imtiaz M., Tan M.K., Raman H., Lisle C., Coombes N., Martin P. Molecular mapping and physical location of major gene conferring seedling resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat // *Molecular Breeding*. 2009. Vol. 24. N 2. P. 153–164. DOI: 10.1007/s11032-009-9280-0.
 23. Tabib Ghaffary S.M., Robert O., Laurent V., Lonnet P., Margalé E., van der Lee T.A.J., Visser R.G.F., Kema G.H.J. Genetic analysis of resistance to *Septoria tritici* blotch in the French winter wheat cultivars Balance and Apache // *Theoretical and Applied Genetics*. 2011. Vol. 123. P. 741–754. DOI: 10.1007/s00122-011-1623-7.
- ## REFERENCES
1. Duveiller E., Singh R.P., Nicol J.M. The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics. *Euphytica*, 2007, vol. 157, no. 3, pp. 417–430. DOI: 10.1007/s10681-007-9380-z.
 2. Chartrain L., Brading P.A., Brown J.K.M. Presence of the Stb6 gene for resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat breeding programmes worldwide. *Plant Pathology*, 2005, vol. 54, no. 2, pp. 134–143. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01164.x.
 3. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown J.K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen. *Phytopathology*, 2002, vol. 92, no. 4, pp. 439–445. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.4.439.
 4. Simon M.R., Ayala F.M., Cordo C.A., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping of quantitative trait loci determining resistance to *Septoria tritici* blotch caused by *Mycosphaerella graminicola* in wheat. *Euphytica*, 2004, vol. 138, no. 1, pp. 41–48.
 5. Linde C.C., Zhan J., McDonald B.A. Population structure of *Mycosphaerella graminicola*: from lesions to continents. *Phytopathology*, 2002, vol. 92, no. 9, pp. 946–955. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.9.946.
 6. Zhan J., Mundt C.C., McDonald B.A. Sexual reproduction facilitates the adaptation of parasites to antagonistic host environments: evidence from empirical study in the wheat – *Mycosphaerella graminicola* system. *International journal for parasitology*, 2007, vol. 37, no. 8–9, pp. 861–870. DOI: 10.1016/j.ijpara.2007.03.003.
 7. Wittenberg A.H.J., van der Lee T.A.J., Ben M'Barek S., Ware S.B., Goodwin S.B. Meiosis drives extraordinary genome plasticity in the haploid fungal plant pathogen *Mycosphaerella graminicola*. *PLOS One*, 2009, vol. 4, no. 6, pp. 58–63. DOI: 10.1371/journal.pone.0005863.
 8. Tabib Ghaffary S.M., Faris J.D., Friesen T.L., Visser R.G.F., van der Lee T.A.J., Robert O., Kema G.H.J. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici* blotch derived from synthetic hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 124, no. 1, pp. 125–142. DOI: 10.1007/s00122-011-1692-7.
 9. Liu S., Anderson J.A. Marker assisted evaluation of *Fusarium* head blight resistant wheat germplasm. *Crop Science*, 2003, vol. 43, no. 3, pp. 760–766. DOI: 10.2135/cropsci2003.7600.
 10. Adhikari T.B., Yang X., Cavaletto J.R., Hu X., Buechley G., Ohm H.W., Shaner G., Goodwin S.B. Molecular mapping of Stb1, a potentially durable gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, vol. 109, no. 5, pp. 944–953. DOI: 10.1007/s00122-004-1709-6.
 11. Liu Y., Zhang L., Thompson I.A., Goodwin S.B., Ohm H.W. Molecular mapping relocates the Stb2 gene for resistance to *Septoria tritici* blotch derived from cultivar Veranapolis on wheat chromosome 1BS. *Euphytica*, 2013, vol. 190, pp. 145–156. DOI: 10.1007/s10681-012-0796-8.
 12. Goodwin S.B., Thompson I. Development of isogenic lines for resistance to *Septoria tritici*

- blotch in wheat. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2011, vol. 47, no. 1, pp. 98–101.
13. Chartrain L., Brading P.A., Makepeace J.C., Brown J.K.M. Sources of resistance to *Septoria tritici* blotch and implications for wheat breeding. *Plant Pathology*, 2004, vol. 53, no. 4, pp. 454–460. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2004.01052.x.
14. Adhikari T.B., Cavaletto J.R., Dubcovsky J., Gieco J.O., Schlatter A.R., Goodwin S.B. Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat. *Phytopathology*, 2004, vol. 94, no. 11, pp. 1198–1206. DOI: 10.1094/PHYTO.2004.94.11.1198.
15. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown J.K.M. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen. *Phytopathology*, 2002, vol. 92, no. 4, pp. 439–445. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.4.439.
16. McCartney C.A., Brule-Babel A.L., Lamari L., Somers D.J. Chromosomal location of a race-specific resistance gene to *Mycosphaerella graminicola* in the spring wheat ST6. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, vol. 107, no. 7, pp. 1181–1186. DOI: 10.1007/s00122-003-1359-0.
17. Adhikari T.B., Anderson J.M., Goodwin S.B. Identification and molecular mapping of a gene in wheat conferring resistance to *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology*, 2003, vol. 93, no. 9, pp. 1158–1164. DOI: 10.1094/PHYTO.2003.93.9.1158.
18. Chartrain L., Sourdille P., Bernard M., Brown J.K.M. Identification and location of *Stb9*, a gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat cultivars Courtot and Tonic. *Plant Pathology*, 2009, vol. 58, no. 3, pp. 547–555. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2008.02013.x.
19. Chartrain L., Berry S.T., Brown J.K.M. Resistance of wheat line Kavkaz-K4500 L. 6. A. 4 to *Septoria tritici* blotch controlled by isolate-specific resistance genes. *Phytopathology*, 2005, vol. 95, no. 6, pp. 664–671. DOI: 10.1094/PHYTO-95-0664.
20. Chartrain L., Joaquim P., Berry S.T., Arraiano L.S., Azanza F., Brown J.K.M. Genetics of resistance to *Septoria tritici* blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, vol. 110, no. 6, pp. 1138–1144. DOI: 10.1007/s00122-005-1945-4.
21. Arraiano L.S., Chartrain L., Bossolini E., Slat-ter H.N., Keller B., Brown J.K.M. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola*. *Plant Pathology*, 2007, vol. 56, no. 1, pp. 73–78. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2006.01499.x.
22. Raman R., Milgate A., Imtiaz M., Tan M.K., Raman H., Lisle C., Coombes N., Martin P. Molecular mapping and physical location of major gene conferring seedling resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat. *Molecular Breeding*, 2009, vol. 24, no. 2, pp. 153–164. DOI: 10.1007/s11032-009-9280-0.
23. Tabib Ghaffary S.M., Robert O., Laurent V., Lonnet P., Margalé E., van der Lee T.A.J., Visser R.G.F., Kema G.H.J. Genetic analysis of resistance to *Septoria tritici* blotch in the French winter wheat cultivars Balance and Apache. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, vol. 123, pp. 741–754. DOI: 10.1007/s00122-011-1623-7.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ Харина А.В., кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник; адрес для переписки: Россия, 610003, г. Киров, ул. Ленина, 166а; e-mail: Khavchas@yandex.ru

Савинцева Л.С., кандидат биологических наук, научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

✉ Anastasiya V. Kharina, Candidate of Science in Agriculture, Researcher; address: 166a, Lenin St., Kirov, 610003, Russia; e-mail: Khavchas@yandex.ru

Larisa S. Savintseva, Candidate of Science in Biology, Researcher

Дата поступления статьи / Received by the editors 20.07.2023

Дата принятия к публикации / Accepted for publication 31.08.2023

Дата публикации / Published 22.05.2024